

绪 论

一、国外植物生长物质研究与应用进程

植物生长调节剂的研究及其在生产上的应用，是近代植物生理学及农业科学的重大进展之一。早在 20 世纪 30 年代，生长调节剂的应用仅限于生长素类，主要是吲哚乙酸（IAA 的研究。不少植物生理学家在这个时期研究了 IAA 与顶端优势 Thimann 和 Skoog, 1933, 1934）插枝生根 Went, 1933）形成无籽果实 安田, 1934; Gustafson, 1936 黄昌贤, 1939 及叶柄离层的控制（LaRue, 1936）等做了大量的工作。

从 20 世纪 20 年代末到 30 年代初，人们的注意力集中在想找到引起植物生长的物质。1928 年荷兰植物学家温特（F. W. Went）发现生长素浓度与燕麦幼芽鞘弯曲有量的关系，特别是 Kögl 鉴定出生长素的分子结构为植物激素的发展奠定了科学的基础，经过后来许多植物生理、生化家的工作，包括 K. V. Thimann, J. Bonner, F. Skoog, J. Van Overbeck, 藪田，往木 Steward 等，为植物生长物质的应用，提供了理论依据（Thimann, 1980）。但在应用上的一项重要进展，是人工合成了许多化学物质具有类似生长素的作用。这些合成化合物对植物生长具有高度的生理活性，也具有 Went 的燕麦试验法的相同反应。随着研究的发展，Keopfli 等（1938）提出了具有生长素活性的物质，其分子的化学结构必须具备 5 点要求：①有一芳香族的环作为核心；②在环上最少要有一个双键；③环上有一个侧链，并且常有一个羧基（-COOH）或者容易转化为羧基的组成部分（如 COO-Na）；④在侧链中羧基与环的衔接处最少要有一个 C 或 O 原子隔离；⑤侧链与环不在同一平面上，而且有一定特殊的空间关系。这是生长素化学结构与功能的最早学说，它指导与推动了新的生长调节剂的发现。但在 20 世纪 30 年代，生长素在生产上的应用规模是很有限的。

到 20 世纪 40 年代，随着新的生长调节剂的合成，尤其是苯酚类化合物的合成（Zimmerman 和 Hitchcock, 1942），大大推动了生长调节剂的应用范围。除了用于促进插枝生根外，还包括用于果树的采前落果、促进结实、形成无籽果实、破除休眠、抑制发芽以及化学除草等方面。

在第二次世界大战期间，美国的“波尔斯-汤姆生（Boyce-Thompson）植物研究所”的一些植物生理学者，从大量的苯氧类化合物中筛选出了 2,4-D。它具有比 IAA、NAA 的生理活性大许多倍的效应。1949~1951 年该研究所的 P. W. Zimmerman 曾经列举了生长调节剂在以下几方面的应用：“促进生根、单性结实、疏果、抑制萌发、抑制芽的生长、诱导开花、脱叶、防止采前落果以及化学除草。”从现在看来，生长调节剂被应用于化学除草，使生长调节剂的应用与发展开辟了一个新的领域。自从 2,4-D 有选择性的除草的效能后，发展极为迅速。许多农业发达的国家不断扩大农田的施用面积，用量逐年上升，除草剂的种类也不断增加，从而使除草剂已发展成为农业化学的一个独立的分支。生长调节剂在其他方面的应用也有新的发展。这个时期的应用，可参阅 Avery 及 Johnson（1947）的《植物激素与园艺》一书。

到 20 世纪 50 年代，除生长素类的应用范围逐步扩大外，赤霉素的应用也已初露头角。1954 年 H. B. Tukey 在其所著《植物生长调节剂与农业》一书中，把应用的范围扩大到开花和结实。在

20世纪50年代后期,赤霉素已开始普遍应用,于播种后或移栽时,可直接将赤霉素溶液施于土壤内,经过根的逐渐吸收,比之用于短时间处理种子或幼苗喷洒,效果更好(Persson和Rappaport,1958;Merritt,1958)在赤霉素处理的同时,配合施肥,增产效果更大(Leben和Barton,1957;Morgan和Mess,1958)。具体的讲,赤霉素可用于蔬菜中的叶菜类、豆类、茄果类、瓜类、薯类、根菜类、鳞茎类等经济作物的烟草、茶、大麻、棉花等禾本科作物的水稻、麦类、玉米等以及果树、观赏植物、牧草、木本植物、药用植物与香料植物等方面都有应用成功的例子。

到了20世纪60年代与70年代初,应用的范围继续扩大。S.H.Wittwer(1983)对于生长调节剂在蔬菜上的应用,L.Rappaport(1980)对于赤霉素的应用以及Morgan(1980)对于乙烯的应用都有过很好的总结。R.J.Weaver(1972)在其所著的《植物生长物质与农业》一书中进一步把应用范围分为生根与繁殖(促进插枝及移栽、压条生根、促进嫁接愈合)、休眠(打破休眠与抑制贮藏器官的萌发)、诱导开花(延迟开花与控制雌雄性别)、促进结实与发育(抑制蔬菜与果实的衰老、延长切花的贮藏期)、控制花及叶的脱落(化学疏花、疏果)、株型控制(化学整枝、抑制生长)、增加抗逆境和病虫害能力以及除草等等。

与此同时,许多植物生理学工作者,都编撰了一些有关植物生长物质应用的论著。其中Parihar(1964)在其所著《植物生长的激素控制》一书中,列举了激素对植物生长发育的各方面的控制:在对营养体的结构方面(包括形成层活性、插枝的生根、植株芽的发育及植株大小的控制)、在生殖体的结构方面(包括花的发端、果实的发育、花、果、叶的脱落及果实的大小与成熟的控制)、在雌雄性别方面,包括对有花植物、蕨类植物以及真菌与藻类的性别控制。

日本高桥信孝等(1973)编写的《植物调节物质的园艺利用》一书把应用范围分为常绿果树、落叶果树、蔬菜及花卉四部分来讨论,每一部分又包括生长的促进与控制、落花及落果的控制、开花及结实的控制以及生根、休眠等的控制。

到了20世纪80年代,H.N.Krishnamoorthy(1981)列举了植物生长物质的21种用途(Thomas,1982),即促进发芽、促进生根、促进生长、促进开花、促进成熟、促进排胶、抑制发芽、防止倒伏、打破顶端优势、控制株型、疏花疏果、保花保果、调节性别、化学杀雄、改善品质、增强抗性、贮藏保鲜、促进脱叶、促进干燥、抑制呼吸、抑制蒸腾。

自从1937年举行第一次国际生长物质会议以来,每次会议的规模逐届扩大,参加会议的国家与代表人数以及向会议提交论文的篇数也逐年增多。例如1955年7月由英国伦敦大学的Wye学院主持召开的第三次会议,参加代表64人,来自7个国家;而1985年8月在联邦德国的海德堡举行的第十二次会议,参加代表700多人,来自33个国家。

植物生长物质在生产上的应用,又有新的发展。在园艺方面,除了主要用于组织培养、插枝生根、控制株型、矮化植株、调节营养生长与生殖生长、促进开花、改变性别、改良果实品质、改变果实成熟期与延长贮存寿命等以外,又推广试用了许多合成的生长延缓剂、矮化剂、脱叶剂、干燥剂、抗乙烯物质及化学整枝化合物等方面。例如,增甘磷(Glyphosine)可增加甘蔗的产量。用 Ag^+ 及STS等延缓衰老及凋萎;用整形素控制黄瓜结实;用多效唑矮化株型,提高抗逆性;用正癸醇或癸酸甲酯代替MH用于烟草去顶芽(浓度为3%~5%)。采用生长调节剂的混合剂以提高作用效果。例如 $200mg/kgGA_3 + 300mg/kg$ 二苯脲(DPV) + $50mg/kg$ 乙烯利,提高了促进苹果开花结实的效果,并能增产。乙烯利 + 2,4,5-T混合疏果剂也已在果树上开始使用。

L.G.Nickell(1982)在其所著《植物生长调节剂在农业上的应用》一书中,列举了调节剂20多种应用,包括促进生根、繁殖、控制开花、发芽与休眠、作为杀雄剂、脱落、果实坐果与发育、控制植株与器官的大小、控制侧芽生长、化学整枝、控制株型、促进分蘖、抗病虫害、克服不良环境、控制矿

物质吸收 增进品质 增加代谢产物 促进成熟及产量 控制雌雄性别表现 延迟衰老及作为干燥剂。

近年来,新发现了很多种植物生长物质,其中主要的有多胺(polyamine) 芸薹素内酯(brassinolide)、茉莉酸(jasmonic acid)、月光花素等。这些物质均具有很强的生理活性及应用前景。如 Moore 已把芸薹素内酯列为第 6 类激素。

目前,世界上已经人工合成了几百种植物生长调节剂,有近百余种在农业生产中广泛应用。在国外,研究应用生长调节剂主要有:多效唑(MET)、烯效唑(S3307)、矮壮素(CCC)、乙烯利、缩节唑、增甘磷、抑芽丹、CGA-15281、2-吲哚乙酸、油菜素内酯、DCPTA、4PU-30、卡多灵(Cartolin)、三十烷醇、特效唑(Tetacyclacis)、赤霉素、丁酰肼、抑芽敏、萘乙酸、CGA-41065(Prime)、吲哚乙酸(IAA)、三碘苯甲酸(TIBA)和激动素(KT)等。主要应用于蔬菜、果树、棉花、烟草、水稻、小麦、玉米和大豆等作物上。但在不同的国家,植物生长调节剂的应用有不同的侧重点。如美国及拉丁美洲国家重点在于提高作物的产量及食品贮存保鲜方面;日本则着力于增加果树蔬菜产量和提高作物品质方面;欧洲各国则为适应机械化栽培和节省劳力,多注意作物的矮化、脱叶和干燥剂的应用。等等。

二、我国应用生长物质的回顾与进展

我国的植物生理学家在植物激素应用的研究方面也是首先从促进无籽果实(黄昌贤,1938~1939) 促进插枝生根(殷宏章,1937)等方面开始的。但这时多数工作是在国外完成的。1949 年以前我国对植物激素的研究人力及物力单薄,研究机构稀少,加上研究工作经常中断,因此进展缓慢,同时也缺乏制造生长调节剂的单位,从而限制了其在生产上的应用。

1949 年全国解放后,我国先从国外进口一些 2,4-D、NAA 等生长调节剂,用于小范围的生产示范,其中用于防止番茄与茄子落花(李曙轩,1954,1956),防止大白菜在贮藏期间的脱叶(李曙轩,1952;娄成后等,1954) 防止苹果采前落果(韦安阜,1955) 防止棉花落铃及抑制秋季徒长(曾令程等,1956)等方面均获得成功。随后我们国内已试制成功 2,4-D、NAA、IAA 等化合物,为生产上的应用提供了有利条件。

在 20 世纪 50 年代初,我国应用的生长调节剂的种类依然不多,使用对象是以果树与蔬菜为主。到了 20 世纪 50 年代后期,药剂的种类已逐步增多,应用的范围亦逐渐扩大(李曙轩,1957;赵同芳等,1957)。在苯氧类化合物中除 2,4-D 外,又试制成了二甲四氯(2-甲-4-氯苯氧乙酸)、2,4,5-T 等,它们被用于化学除草或用于防止倒伏。应用青鲜素(MH)防止洋葱、大蒜贮藏期间的萌芽。用 2,4-D 与 NAA 防止苹果等的落果,以及用 MENA 防止马铃薯在贮藏期间的萌芽等等,均取得有经济价值的试验结果,并推广应用。

到了 20 世纪 60 年代初期,应用的生长调节剂的种类及使用的对象又有增加。就在这个时候,罗士韦教授(1963)在中国科学院植物生理研究所组织有关专家,编写了我国第一部较完整的《植物激素》著作。书中除了论述植物激素的基本生理、生化特性以外,并讨论了扦插生根、结实、休眠与萌发,器官的脱落,除莠及赤霉素的应用等几项主要的应用。

1963 年我国合成矮壮素(CCC),并在控制棉花的徒长与防止小麦的倒伏上,获得有效的成果。虽然在防止棉花的落蕾、落铃与徒长上,曾于 20 世纪 50 年代试用 2,4-D、NAA 与赤霉素,并在试验条件下有一定的效果,但在大田使用时,由于受环境因素干扰很大,因而在生产上没有得到很好的应用。而 CCC 的效果较好,但仍然由于棉花对其非常敏感,使用浓度棉农不易掌握,而且药效短,用药后铃壳变厚,造成吐絮困难等问题没有进一步的推广。而 CCC 在防止番茄的徒长,培育壮苗,提早开花结实;在控制豆科作物的藤蔓生长,适时从营养生长向生殖生长转化,提高结实率等方面,均有很大的实际意义。此外,三碘苯甲酸在大豆、豌豆与苹果等方面的应用,也都获得了增产效果。

植物激素在果树生产上的应用，亦取得多方面的进展。用人工来疏花疏果是我国果树生产中的一项重要的措施。利用生长调节剂来疏除一部分的花残幼果，从而使留存下来的果实发育更好，在国外已行之多年。我国自 20 世纪 60 年代开始，北京农业大学沈隽（1965, 1979）徐绍颖等（1980）试验用二硝基化合物（DNOC）、萘乙酸（NAA）、西维因等在苹果、桃、栗等作为疏花疏果剂，收到良好的效果。

应用赤霉素促进葡萄果粒的膨大，增加产量，是赤霉素的主要应用之一。在这一时期，新疆吐鲁番、鄯善等地利用赤霉素喷洒处理玫瑰露葡萄品种，增加无核葡萄的产量，取得良好的效果。

赤霉素作为植物激素，它的特点在于能强烈地刺激整体植物的生长，并对植物的开花、休眠、单性结实等主要的生理过程具有显著的作用（罗士韦等，1960）。同时，在植物学上各种不同科、属的许多植物对赤霉素均普遍发生各种不同的强烈反应。因此，在 20 世纪 50 年代末与 60 年代初，国内外均普遍开展应用试验，并获得许多成功的事例。在促进玫瑰露葡萄无核葡萄果实生长与坐果，啤酒工业的大麦催芽，打破马铃薯的休眠，促进苗木生长，促进芹菜、莴苣等叶菜的营养体的生长，以及调节杂交水稻的制种中的花期相遇等方面，都获得了有经济效益的结果。同时，赤霉素也是有关植物生理学与农业科学实验中不可缺少的物质。但由于这个时期，对赤霉素的生理研究及应用技术才开始研究，认识不足，并易名为“920”造成名词上的混乱。

20 世纪 70 年代以后，由于国外合成了许多新的生长抑制剂及延缓剂，在生产上获得很大的经济效益，因而也引起了国内在上海（中国科学院植物生理研究所）、北京（中国科学院植物研究所）、沈阳（化工研究院）、广州等许多研究机构与制造单位的重视，并试制成功了多种药剂。其中，于 1971 年试制成功的“乙烯利”——乙烯释放剂（国外于 1963 年合成的）并进行了广泛的应用研究，其中用于番茄、柿子、香蕉等果实的催熟，刺激橡胶树和漆树等乳液分泌，产量大幅度增加，控制瓜类雌雄同株植物的性别表现，增加生长前期的雌花数；促进棉花提早开铃吐絮与水稻催熟；促进凤梨的开花以及茶树的疏花等方面，都有显著的成效。

与此同时，我国又试制了生长抑制剂 B₉。目前，在园艺作物的应用中，包括抑制果树生长，促进果实着色，防止采收前落果，增加果实可溶性物质的积累，提高无核葡萄的结实率，加速李子的成熟，促进花生和马铃薯增产，改进花生的品质，提高花生的抗旱能力以及提高番茄移植时的成活能力等方面，都获得良好的效果。它与矮壮素混用，在防止果树落果，抑制果树枝条生长，促进花芽分化时有协同作用；它与赤霉素同时施用，对提高葡萄坐果率有增效作用。

20 世纪 80 年代初期，矮壮素（CCC）在棉花上的应用被缩节胺（DPC）所代替（韩碧文，1982）。缩节胺是棉花内吸性的生长调节物质，它可被棉花叶片吸收并在植物体内运输。它能有效地抑制棉花营养生长，使节间缩短，塑造出理想株型，改善光照条件，增加下部结铃，促进早熟等作用，因而在我国主产棉区得到迅速推广，被列为我国自新中国成立以来棉花栽培技术领域的三大变革（即化学调控、地膜覆盖和育苗移栽）之首。用防落素（4-氯苯氧乙酸，PCPA）来防止番茄等作物的落花，代替了国内使用多年的 2,4-D。它的药害较轻（浙江农业大学，1985），而且有效地防止荔枝、柑橘等果树的落花。其他的苯酚类化合物，如 4-碘苯氧乙酸（增产灵）在花生、番茄、大豆以及棉花、水稻与玉米等作物上应用，也有一定的增产效果。

我国对三十烷醇（TRIA）也进行了广泛的应用研究，因为它是一种无毒、快速、用量低（0.01~1mg/kg）的天然植物生长调节物质。最初是从苜蓿中分离提取的（Chibnall, 1933），现在国内多数从蜂蜡中获得，故又称蜂蜡醇（myricylalcohol）。对玉米、小麦、水稻与番茄等都有一定的生理效应。

20 世纪 80 年代中期，新的植物生长延缓剂多效唑亦在各地试验应用。它对延缓番茄徒长、培育壮苗及矮化株型，增强抗逆性等方面比 B₉ 的效果还好。同时，我国化控栽培工程技术也达到一

个较为成熟的阶段。主要表现在有关生长调节剂的理论研究方面取得了可喜进展。部分地揭示了生长调节剂的作用机制；发现了生物合成途径和调控因子；合成生产了一批不同类型的高效植物生长调节剂。在应用技术与方法上已将生长调节剂广泛应用于提高作物抗性(抗旱、抗寒、抗病)改善产品品质、促控生长发育、调节开花、控制性别分化、防止落花落果、抑制光呼吸作用、减少蒸腾、贮藏保鲜，选育和修饰良种等诸多方面。

20世纪90年代，化学调控有效地解决了一些长期困扰我国农业生产中的技术难题。如大豆落花落荚、高产稻、麦、玉米的倒伏、连作晚稻秧苗徒长、油菜高脚苗、棉花徒长及落蕾落铃等问题。有效地解决了生产中的技术难点，充分显示出作物化学调控乃是传统农业技术的发展和补充。

近年来，在全国10几个省区正大面积的试验、示范、推广几十种植物生长调节剂。主要应用的作物有蔬菜、瓜类、果树、水稻、油菜、棉花、烟草、玉米、小麦、大豆、花生、甜菜等。统计表明，全国粮棉油作物化控技术应用面积达126万 hm^2 。国家科委已将粮棉油作物化控工程技术列为星火计划重点项目。

总之，植物生长调节剂在我国的农业生产中已显示出巨大的增产潜力和可观的经济效益。目前我国在生长调节剂的开发研究和推广应用的某些方面已居世界领先地位。

三、作物化学调控发展前景

(一) 农作物化学控制栽培工程的提出

作物的生长发育是受体内植物激素控制的。几十年来，人工合成许许多多植物生长调节剂，人为地调节植物体内的植物激素含量和活性，以达到控制植物生长发育的目的。这些工作是必不可少的，有利于生产的发展。影响作物生长发育的内外因素很多，只有控制或维持环境条件不变，才能看出生长调节剂的作用。只有通过个别环节(如打破休眠、防止倒伏等)的试验，才能总结出整体效应。个别环节试验是综合整体效应的基础。

但是，这些个别环节试验又是初步的、低水平的，因为第一，大多数试验材料是个别器官甚至是离体器官，不少试验是在室内进行或盆栽，与田间的群体生态条件相差甚远。虽然群体是由个体组成，但个体与群体所处的环境不同、生态生理不同、反应不同、要求解决的问题也不同，所以研究对象最终要落实到田间群体，以群体为对象。第二，大多数个别环节试验是着眼于直接效应上(如发芽、不倒伏)这些效应有增加产量的可能或潜力，但不一定会将可能变成事实，不一定能将潜力延伸到收获。因为作物生长发育是一个复杂的过程，产量形成需要多个时期的演变才能实现。例如防止倒伏有可能增产，但还需要看花芽分化、开花结实是否正常。所以，一定要从播种到收获全过程都处于最佳状态，才能达到高产稳产的目的。根据这些思路，农学家和植物生理学家的研究工作就相互接近、吸收和融合，产生农作物化学控制栽培工程的新概念，这种想法既是生长调节剂应用的新阶段，也是作物栽培的新观点(李丕明等,1991)。

(二) 农作物化学控制栽培工程的内容

农作物化学控制栽培工程是指采用一系列的生长调节剂来控制作物的生长发育的栽培工程。具体来说，就是把生长调节剂的应用作为一项必备常规措施导入种植业，使它与栽培管理、良种推广结合为一体，调动肥水和品种等一切栽培因素的潜力，以获得高产优质，并产生接近于有目标设计和可控生产流程的工程。

化控工程是从种子处理开始到下一代新种子形成的不同生育阶段，适时适量地运用各种生长

调节剂来调控体内激素水平，以达到协调植株的生长与发育、个体与群体、群体与土壤气候之间的关系，最终实现高产稳产，优质高效的目的。化控工程的显著特点是可调控性和技术的综合性。生长调节剂在化控工程中的作用：一是对作物性状进行“修饰”，如变高秆为矮秆，变晚熟为早熟。二是改变栽培措施，由于生长调节剂使作物矮化，株型紧凑，所以可改稀植为密播密植，可改高肥水会减产为高肥水仍安全地、充分地发挥肥效，高产更高产。三是推动多熟复种制，生长延缓剂培育水稻秧苗，解决连作晚稻秧龄长、秧质差的难题，生长延缓剂培育油菜矮壮苗，成为长江流域稻—稻—油三熟制的一项突破性新技术。四是提高作物的抗逆性，使作物安全渡过不良环境或少受伤害，或品种南北移动，扩大栽培区域。

通常的中耕除草、灌溉施肥、合理密植等栽培措施，在某种意义上是改善作物的外界条件，以控制生长发育。将生长调节剂导入植物体后，则调节体内激素水平，以控制生长发育，这样就形成外部条件和内部激素的双重控制作物生长发育。外界环境条件经常变化，有时波动甚大，例如，天气干旱多雨，温度过高过低，就不符合作物生长发育的需要，出现干死淹死，生长过旺或迟滞不长等现象，这时就需要用生长调节剂对作物进行化学调控，减少或避免不良环境伤害。

（三）化控栽培工程在我国农业发展中的潜力

我国在建立作物化控技术原理和研究技术路线方面已创造并积累了丰富经验。可以相信，化控栽培工程技术在实现农业发展的战略目标中必将发挥更大的潜力。

1. 化控技术与多熟复种制

人均耕地不足是我国种植业最根本的资源制约，农业技术的最大课题就是寻求耕地不足的技术替代。而作为技术方向的多熟复种和速生高产则是出自于国情的必然选择，由于对耕地（单位面积）产出的压力愈大，投入的水平相应地愈来愈高，多熟复种和速生高产面临的难题也愈来愈多。值得注意的是，在上面举出的棉花、水稻、油菜、小麦、玉米以及果树等作物的例子中，化控技术之所以受到重视，正是由于它们在推动多熟复种和速生高产中、在解决卡脖子的难题中崭露头角，显示了它们难以替代的独特作用。以多效唑为例，20世纪70年代中期在国际上开始被推荐时主要是应用在果树和花卉上。在大田水稻上应用虽有明显的抗倒伏效果，但由于影响穗粒数，因而并未在水稻生产实际中使用，可是我国却在水稻上大面积使用了。为什么？因为我国科技工作者找到了它在水稻复种制上的重要作用，多年来连作晚稻秧龄长、秧质差的难题解决了，为连作稻中晚稻丰产创造了条件。同样，多效唑在油菜上的应用主要是解决了长江流域稻田复种冬油菜丰产的制约因素，即所谓“高脚苗”，并增强了油菜抵抗低温的能力。从而不仅可提高油菜籽的产量，而且已有可能将冬油菜种植区域北移。至于多效唑在高产冬小麦上应用之所以受到重视，也是因为它解决了近年来由于复种高产而带来的用常规方法难以解决的一系列问题，而倒伏则只是其集中表现而已。众所周知，在华北一些地区为了单产“吨粮”，夏玉米已改种生育期较长的品种，从而把冬小麦推上了晚播和大播量的道路。而一到春季，水肥管理就出现了新的困难，过多与不足都有减产的危险。多效唑应用反映出了晚麦安全丰产和“吨粮”对新技术的迫切需要。玉米健壮素不仅对一熟玉米防倒高产有重要意义，而且对复种玉米控制株型，增密防倒高产发挥良好作用，因此受到广泛重视。与此相似，棉花应用缩节胺和乙烯利的系统化控技术最早主要是应用于一季春棉，现在正用来针对粮棉争地的北方棉区发展麦后复种的短季棉。在化控技术的调控下，有可能突破原来种植密度的“极限”，以“密”争“早”，达到速生早熟高产的目的。

不同的复种方式所出现的问题可能是多种多样的，但是在突破密植、速生、高投入、抗逆等这些对多熟复种的高产稳产的关键因素的限制上，化控栽培工程则具有不可替代的重要功能。

2. 化控技术与良种

作物化控技术在良种选育中 尤其在杂种优势利用上具有普遍的意义。水稻、小麦、油菜、棉花等作物的化学诱导雄性不育技术国内外均有研究,在我国稻麦化学杀雄研究进展较好,已接近实用阶段。天津市农科院应用 SC-2503 河北省农科院利用 KMS+CEPA 对小麦进行杀雄 均取得大面积制种成功的经验。20世纪 70年代初期,广东省农科院、广州化学所等便成功地利用甲基磺酸锌与甲基磺酸钠配制过不少具有生长与产量优势的水稻杂交组合;中国水稻研究所有关人员经过 20余年的不间断努力,筛选出的 CRMS-1、CRMS-3 等新型化学杀雄剂 因其使用方法简便 作用有效期与浓度范围较宽,日益接近应用水平,可能为配制高产、优质、抗逆的新杂交组合作出一定贡献。

任何作物的优良品种选育都需要经历较长的时间,任何优良品种的各种性状也不可能都是最佳的,在种植上也都会受一定的生态条件的限制。化控技术所产生的虽然是短期效应而不是可遗传的变异,但是却可以对品种的表现型起性状的修饰作用。例如,高产优质而株型较松散的棉花品种 就可以应用缩节胺修饰株型并可集中成铃。植株较高的小麦、水稻、玉米的品种 都可用相适应的矮化剂发挥抗倒增产的作用。应用植物生长延缓剂或抑制剂修饰多年生果树品种性状的意义更为明显。近 10 几年来 我国果树业发展迅速 但由于矮化砧和短果枝型品种的不足 所以 大多数用的乔砧密植 因为长势旺 结果晚 再加以管理技术的问题 造成了近 66.6 万 hm^2 的适龄不结果低产树。应用多效唑使矮化密植成功,反映了应用化控栽培工程,可使品种丰产的遗传潜力得以充分表现出来,对我国果树业的发展具有深远的意义。

3. 化控技术与传统栽培技术

株行配置和水肥管理是作物栽培的基本措施,化控技术的导入,并不改变这些传统措施的重要地位。相反,只有在相应的株行配置及水肥管理下才能实现化控的增产作用。重要的是,化控技术的导入将大大的活化这些传统措施,例如,夏播棉的密度有可能增加到每 666.7m^2 1 万 ~1.5 万株或更多,棉花重施花铃肥的传统做法可以改为盛蕾期重施,收到化控与施肥相结合的复合生理效应更为良好。与此相似,一向“慎”施小麦返青肥也可能根据需要加大用量。换言之,化控栽培工程乃是化控措施与传统技术相互配合而诱变出的新的技术组合。

4. 化控技术与作物模式栽培

近 10 多年来,我国在作物管理上重视高产模式栽培的研究,并已出现了许多成功的范例。化控工程与模式栽培并不是相悖而是相容的,化控工程必然要走模式化的道路,也就是采用数学方法和微机手段使经验升华达到模型设计和控制的水平。目前所见的模式栽培很少有化控的内容,并不是模式栽培不能包括化控而只是反映了历史经验的局限。随着化控技术的逐步普及与发展,在有化控技术参与下 作物的形态 组织结构与生理功能都发生了重大变化 因此 许多传统的丰产模式的形态指标和种植密度、施肥等技术参数也会引起相应的改变与革新。

5. 化控技术与农业机械化

农业机械化是农业现代化的重要组成部分,可农业机械化同样也少不了植物生长物质的应用。例如用收割机收割水稻、小麦等作物 在它们生长发育过程中必须用矮化防倒剂 否则难以发挥收割机的效率 栽种棉花 尤其在新疆棉区 大都使用机械收获 为了使棉花植株高矮整齐及吐絮期一致 在适度密植的前提下是少不了使用矮化、整枝剂 同时还必须在棉花 60% ~70%吐絮期使用干燥脱叶剂。农业机械化能大大提高劳动生产率,而生长物质则是农业机械化密不可分的朋友。

6. 化控技术与园艺学

园艺学家早已与植物生长物质结下了不解之缘。他们早在 50 年前就用生根剂进行果树园艺作物营养体的无性繁殖,以保持这些作物的遗传优势。随后用坐果剂促进坐果增加产量。以后用

抑芽剂控制马铃薯、洋葱、大蒜在贮存中的发芽问题。用疏花疏果剂调节果树的大小年问题，用矮化剂矮化树形，用生长延缓剂及抑制剂抑制营养生长，促进生殖生长，用性别调节剂调节某些作物的结数 用催熟剂调节果实的成熟期 用增甜剂、着色剂、整形剂来提高或改善果实甜度、色泽及形状。应当说植物生长物质在园艺学上早已得到较为广泛的应用，并融入了它们的学科之中，成为跨学科结合的典范。

7. 化控技术与土壤肥料学

土壤肥料学中一个重要的课题是如何提高农作物对氮、磷、钾及微量元素的利用率。农作物对土壤肥料的利用，并不总是施肥越多，产量就越高，有时施肥过多反而会导致作物徒长倒伏而造成落花落粒而减产。在高水肥条件下生长的农作物 使用抑制剂、延缓剂、生根剂、坐果剂复合制剂的农田产量比不用的农田可提高农作物产量 10%~30%。土壤肥料学家已看到用植物生长物质，可以提高农作物对肥料的利用率。随着化肥工业的发展，在施用化肥量逐年增加的情况下，用植物生长物质提高作物对肥料的利用率将会越来越受到人们的重视。

8. 化控技术与组织培养技术

组织培养技术更是少不了应用植物生长物质。无论细胞培养或是组织、器官培养，在培养基上只有加入生长素才能诱发生长出根。同样也只有加入细胞激动素，才能诱导出芽来。用组织培养法培养出来的试管苗，要将它们移植到温室或大田，也需要应用生根剂和生长促进剂。可以这么说，植物生长物质是组织培养技术成败的一个决定性因素。

9. 化控技术与遗传工程

当代最引人注目的遗传工程也照样离不开植物生长物质。不仅基因的表达需要植物的生长物质 就是一株转基因成功的幼苗 最初也一定要在培养基上进行分化生长 而这一过程 便离不开使用生长物质。即使基因植株培育成功后，在它以后的繁衍过程中，某些有益基因的表达也要生长物质的辅助。例如具有抗虫基因的棉花植株，在幼苗时期，生长较为缓慢，需要用生根剂及生长促进剂来促进其生长发育，使之成长为壮苗。否则它虽能抗虫，但却得不到理想产量。两系杂交水稻，常常因为温度和光周期满足不了要求，雄性不育基因表达不充分，若用植物生长物质及一些生理活性物质，就可以弥补它们对温度和光周期的不足，从而使雄性不育基因得以完全表达。

10. 化控技术与提高经济效益和劳动生产率

作物化控技术在提高经济效益方面有极显著的作用。如上所述，它能影响养分的吸收、运转和分配的方向 调整营养生长和生殖生长的比例 因此 它既可以增加单位面积的投入容量 又能提高投入、尤其是水肥投入产出比。如果仅以化控措施来计算其增收效益，具有较高的投入产出比，如棉花应用缩节胺为 1:30~40 水稻多效唑育秧为 1:15 油菜多效唑育苗为 1:40~60 多效唑在桃树和苹果上应用，一般每 666.7m²可增收 400~500 元。

综上所述，植物生长调节剂的开发与在农林上的广泛应用是 20 世纪重要科学进展之一，已成为现代化农业重要的措施之一。目前在世界上，特别是发达国家已成为农林等业重要的和常规的生产及增产（或提高品质）措施之一，其一般知识已普及到农户。我国可耕地面积少，人口众多，必须提高单位面积产量，才能满足需要；与此同时，必须提高农业生产率，使用最少的人力和物力，得到最大的效益。从投入、产出比和技术含量的角度看，作物化学调控当之无愧的是一门高新技术，植物生长物质的研究与应用为农业技术革新提供了巨大潜力。美国科学家预言，植物生长调节剂的出现及成功地应用是第二次绿色革命的开始，是超高产农业的措施之一。美国出版的《21 世纪的农业》一书将植物生长调节剂的广泛应用列为 21 世纪美国农业获取重大增产的新技术之首。日本已有 30 余种生长调节剂在市场上出售。欧美各有 50 余家大化学工业公司研制生长调节

剂。近 5 年来，国际农药市场中杀虫剂、杀菌剂用量呈现出下降趋势，而植物生长调节剂则增长了 11%。农业专家们认为 植物生长调节剂将同化肥、农药一样 在农业实现现代化的过程中 必将发挥更大的作用 它势必成为 21 世纪农业技术的新潮流，具有十分广阔的发展前景。

第一章 概述

第一节 植物激素和植物生长调节剂的概念

植物从种子萌发、生根、长出枝叶到开花结实、衰老、脱落、休眠的整个生长发育过程中,不仅需要无机物和有机物作为细胞生命活动的结构物质和营养物质,还需要一些特殊的有机物质来调控体内的各种代谢过程,这类物质被称为植物生长物质(Plant growth substance)。植物生长物质可分为两大类,即植物激素和植物生长调节剂。

植物激素(Plant hormones 或 phytohormones)是指在植物体内合成,并经常从产生部位输送到其他部位,对生长发育产生显著调节作用的一类微量有机物质。植物激素具有以下特点:第一,内生性(又叫内源激素)是植物生命活动过程中的正常代谢产物。第二,可运性,由某些器官或组织产生后可运输到其他部位而发挥作用。第三,调节性,这类物质不是营养物质,极低的浓度即可产生明显的生理调节效应。根据这些基本特点目前得到公认的植物激素有五大类,即生长素类(Auxins)、赤霉素类(Gibberellins, GA)、细胞分裂素类(Cytokinins, CTK)、脱落酸(Abscisic acid, ABA)和乙烯(Ethylene, ETH)。随着研究技术的发展,五大类激素的种类在增多,例如,现已发现的生长素类有4种,赤霉素类已有108种之多,细胞分裂素有20余种。同时,一些新的植物内源生物活性物质不断被发现,如油菜素内酯(Brassinolide)、多胺(Polyamine)、膨压素(Turgorin)、茉莉酸(Jasmonic acid)、寡糖素(Oligosacharin)、水杨酸(Salicylic acid)、系统素(Systemin)、赤霉烯酮、月光花素、长蠕孢醇等。

植物生长调节剂(Plant growth regulators)是人工合成的,具有植物激素活性的一类有机物质,它们在较低的浓度下即可对植物的生长发育表现出促进或抑制作用。近年来,生长调节剂在农业、林业、果树、蔬菜和花卉生产中得到广泛的应用,已在插条生根、壮秆抗倒、促进开花、增加结实、改善品质、贮藏保鲜、促进成熟、防止脱落、疏花疏果、诱导或打破休眠、单性结实、性别转化、防除杂草等方面取得了可喜成果,并预示着更加广阔的应用前景。

第二节 植物激素的分类及其生理效应

一、生长素类

人们通常所指的生长素就是吲哚乙酸(简称 IAA)。它的发现可以追溯到 C. Darwin(1881)观察金丝雀虉草胚芽鞘的向光性试验。但对激素与生长的定量关系研究,是从 F. W. Went(1928)开始的。Went 将燕麦胚芽鞘的先端切去,代之以处理过的琼脂,证明在琼脂中有促进生长的物质存在。到 1934 年, Kogl 对这种生长促进物质进行分离,研究其化学结构,并取名为生长素。其分子结构为一个苯环通过一个吡咯环与一个乙酸侧链连接在一起(即吲哚乙酸)。植物体内天然存在的生长素类物质除了吲哚乙酸以外,还有吲哚乙醛(IAAld)、吲哚乙腈(IAN)、苯乙酸(PAA)等。此外,通过人工合成的方法还获得了许多与内源生长素结构和功能类似的化合物,人们将其称为类似

生长素。IAA 及几种常见的类似生长素的结构如图 1-1 所示。

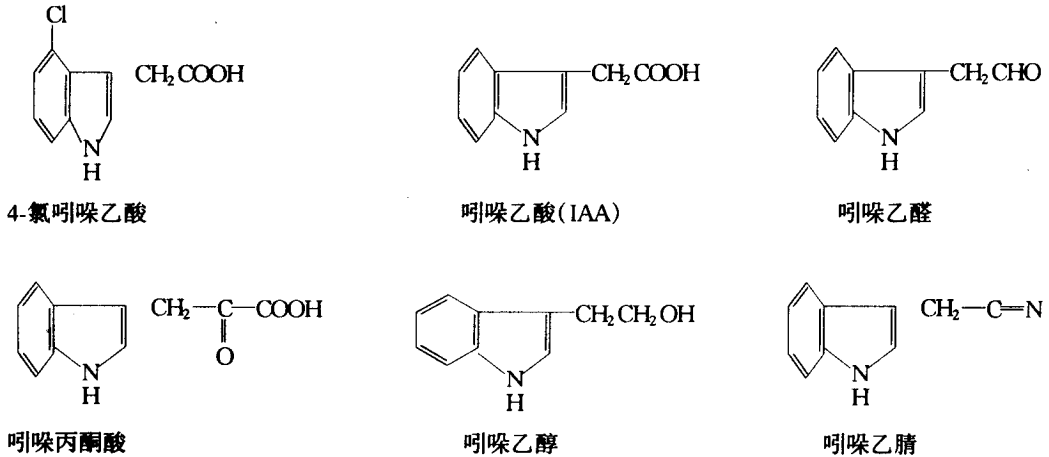


图 1-1 IAA 及几种常见类似生长素的结构

(一) 生长素的分布和传导

生长素广泛存在于植物界，从细菌、真菌、藻类到高等植物中都有。在高等植物各器官中都含有生长素，特别是根尖、茎尖、幼芽、幼叶的分生组织以及花粉粒中，含量较为丰富。尤其是顶芽，它是产生生长素的中心。此外，其他部位如形成层、禾本科植物的居间分生组织也可以产生生长素。

生长素在植物体内具有极性运输的特性，即只能从植物体的形态学上端向下端传导。在一段燕麦胚芽鞘的形态学上端放置一个含有生长素的琼胶块（供应块），把另一块不含生长素的琼胶接在下端作为接受块，过一段时间，接受块中就含有生长素了。如果把一段胚芽鞘倒转过来，进行类似的试验，生长素就不能向下传导。

用同位素 ^{14}C 标记，同样证明生长素的向基运输特性。但种子和叶片中未活化的生长素，其运输方式是通过维管束向顶部运输。根尖形成的生长素也不是极性运输的。如果从体外供应外源生长素，其运输取决于施用的部位。例如，从茎顶供给吲哚乙酸，可以随体内活化的生长素一起进行极性运输，但浓度过高时会失去这种极性运输的特性；如果由根部吸收，一般是通过木质部上升而达到顶端，并沿着输导系统传遍植物周身；叶片吸收的生长素则通过韧皮部运输到全身。

(二) 生长素的合成与代谢

1. 生长素的生物合成

目前认为，IAA 在植物体内的合成是多途径的，但最主要的是色氨酸途径。由色氨酸合成 IAA 有 2 条路线：一条是色氨酸先氧化脱氨形成吲哚丙酮酸，再脱羧形成吲哚乙醛；另一条是色氨酸先脱羧形成色胺，再氧化脱氨形成吲哚乙醛；最后由吲哚乙醛氧化成 IAA。研究发现，某些植物可能只有 1 条合成路线，而有些植物则 2 条路线共存。例如，大多数植物都有色氨酸转氨酶，可将色氨酸转变为吲哚丙酮酸，有些植物如大麦幼苗和南瓜下胚轴存在色氨酸脱羧酶，将色氨酸转变为色胺。近年来发现，十字花科植物的葡萄糖型油菜素转变成吲哚乙腈，在腈水解酶作用下形成 IAA。用拟南芥的营养缺陷型进行的实验揭示 IAA 可由吲哚直接转化而来。

2. 生长素的代谢

IAA 在不断合成的同时,也在不断地分解。IAA 的氧化分解可在 IAA 氧化酶的作用下进行,其氧化分解过程基本上是侧链的氧化脱羧过程。分解产物具有多样性,主要包括吲哚醛或羟基吲哚醛的衍生物 3-亚甲基氧代吲哚、3-甲基氧代吲哚、氧吲哚乙酸、二氧吲哚乙酸等。IAA 易被光氧化,在强光下 IAA 被分解而失去活性,以蓝光的破坏作用最强,光对植物生长的抑制作用可能与此有关。另外 IAA 可与氨基酸、葡萄糖、肌醇和高分子量物质结合形成结合态。

(三) 生长素的主要生理效应

1. 促进伸长生长

利用胚芽鞘、下胚轴、茎等器官所做的实验表明,IAA 对植物的伸长生长具有明显的促进作用。但是 IAA 对生长的效应随浓度、物种、器官而异。通常低浓度促进生长,中等浓度抑制生长,高浓度产生伤害,甚至致死。不同器官对 IAA 的敏感性有很大差异,一般根最为敏感,茎最不敏感,芽居于二者之间。双子叶植物比单子叶植物敏感。因此,在使用生长素时必须考虑浓度、物种、部位和时间。

2. 促进器官分化和插枝生根

IAA 对细胞的分裂与分化也有一定作用(IAA 促进细胞核分裂)。使用适宜浓度的 IAA 或 IBA(吲哚丁酸)、NAA(萘乙酸)处理茎或枝条的切段,可刺激其生根。在组织培养中 IAA 常用于诱导器官或组织的分化。当 IAA/CTK 的比例高时,有利于愈伤组织分化出根,比例低时有利于分化出芽,比例适宜时既分化根又分化芽。

3. 诱导单性结实

植物授粉后,子房中的 IAA 含量激增,刺激子房及其周围组织扩大,因而促进果实膨大。如在授粉之前用 IAA 处理柱头与子房,可不经受精作用而引起子房膨大发育成果实,这种现象叫做单性结实,所得到的果实内不含种子,叫无籽果实。

4. 调节性别分化

IAA 对瓜类的花器官分化有一定的调节作用。实验表明,IAA 可促进黄瓜的雌花分化。

5. 调控器官脱落

植物的叶、花、果实等器官的脱落与其基部的离层形成有关。使用低浓度的生长素类(常用 NAA,2,4-D 等)处理可抑制离层的形成,延缓器官的脱落。但高浓度的生长素类可促进叶器官脱落。

6. 顶端优势

在木本和草本植物中都存在顶端优势现象,即正在生长的顶端对侧芽有抑制作用。切去正在生长的顶端,侧芽生长加强。如果在新鲜的切口上涂一定浓度的 IAA 羊毛脂膏,可以代替顶芽对侧芽发挥抑制作用。表明 IAA 是形成顶端优势的一个重要因素。

二、赤霉素类

1926 年日本学者黑泽英一在研究水稻恶苗病植株的徒长问题时,发现病株徒长是赤霉菌分泌出来的某些物质引起的。1938 年薮田贞次郎等从水稻赤霉菌培养物滤液中分离出一种活性结晶物质,命名为“赤霉素 A”,1954 年确定其化学结构,即赤霉酸(Gibberellic acid,简称 GA₃)。

赤霉素(GA)是在化学结构上彼此非常近似的一类化合物,属于类萜。GA 属于双萜,具有 19 或 20 个碳原子,分子结构中共同的部分是由 4 个环组成的赤霉烷,由于双键及羟基的数目和位置

的不同、内酯的有无 而有多种不同的结构。现在已知的 GA 有 108 种，其号码基本上是按发现的早晚而定的。这 108 种 GA 中 存在于高等植物的有 79 种 真菌的有 15 种 有 14 种同时存在于高等植物和真菌中。赤霉烷和几种重要赤霉素的化学结构如图 1-2 所示。

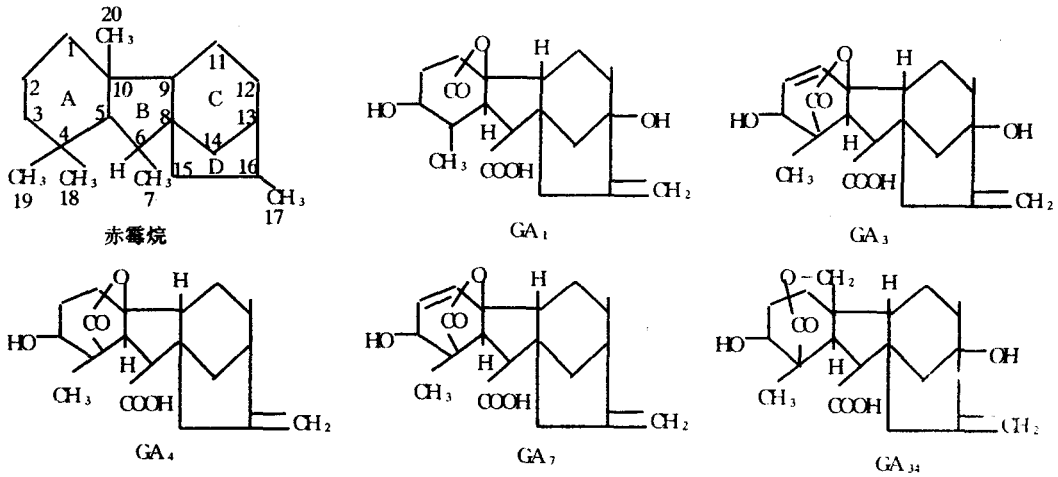


图 1-2 赤霉烷和几种赤霉素的化学结构

(一) 赤霉素的分布与运输

在高等植物的茎、叶、根、花芽、果实和种子等各个器官中均含有赤霉素，尤其是未成熟种子含量更为丰富。赤霉素的体内传导、运输不表现极性传导，而是各个方面均可运输。用同位素标记的 GA₃ 处理豆子胚轴，发现 GA₃ 可以到达茎尖，也可以运输到根部。运输的途径可以是韧皮部，也可以是木质部。

(二) 赤霉素的合成

各种正在生长和分化的组织幼嫩都是 GA 合成的潜在部位。高等植物合成 GA 的部位包括发育着的果实和种子，延长中的茎端区域和根部。在一个细胞内，有的 GA 在微粒体合成，有的在网膜合成，有的在细胞质的可溶部分合成。

GA 是通过类萜途径合成的。其生物合成的底物是乙酰辅酶 A。3 分子乙酰辅酶 A 缩合成一个 6 碳中间产物甲瓦龙酸（即甲羟戊酸）。甲羟戊酸通过活化和脱羧，生成异戊烯焦磷酸。4 分子异戊烯焦磷酸形成具有 20 个碳原子的双萜骨架。GA 合成的直接前体是贝壳杉烯。各种 GA 可通过一定途径相互转化，有时 GA 还可与葡萄糖结合为糖苷，成为结合态的赤霉素。

(三) 赤霉素的生理效应

1. 促进茎叶生长

GA 促进茎叶的伸长，主要表现在对整体植株的作用。例如，矮生玉米、豌豆等经 GA 处理后，能促进植物生长与正常植物相似。这是因为 GA 具有促进节间细胞伸长和分裂的能力。GA 对根的生长一般无明显效应，甚至有抑制作用。

2. 诱导花芽形成

多数长日照植物和二年生要求低温春化的植物，在非诱导条件下，可用 GA 处理来诱导并促进花芽的形成。但 GA 不能诱导短日照植物在长日照条件下成花。GA 对木本果树的花芽分化则起

抑制作用。

与生长素相反，GA 促进黄瓜等植物的雄花数目增多，而抑制雌花的形成。

3. 解除休眠和促进发芽

GA 可以促进多数种子的萌发，并提高发芽率。还可以诱导处于休眠状态的种子、块茎、球茎及树木的休眠芽的萌发。

4. 促进单性结实和坐果

某些 GA 和 IAA 一样能诱导单性结实，包括番茄、葡萄、樱桃和无花果等。GA 还能促进苹果、梨、杏、甜椒、番茄、棉花等的坐果。

5. 诱导水解酶的合成

在大麦籽粒自然萌发过程中，胚产生 GA 类物质，经过胚乳扩散到糊粉层细胞中，诱导产生并释放水解酶，消化淀粉胚乳供胚生长。实验证明，大麦糊粉层中的 α -淀粉酶、蛋白酶、 β -1,3 葡萄糖酶和核糖核酸酶的从头合成是依赖于 GA 的。糊粉层中的 β -淀粉酶是先期形成的，GA 能使之释放并提高活性。

三、细胞分裂素类

1920 年澳大利亚科学家 Haberlandt 提出，植物维管束内存在有某些未知物质，可以促进细胞的分裂。1940 年 Van Overbeek 想刺激曼陀罗没有受精的卵细胞发育，以获得纯合子生物，在用各种物质进行实验时，发现椰子乳汁可以促进细胞分裂。现已知椰子乳中促进细胞分裂的物质主要是玉米素、玉米素核苷和二苯脲。20 世纪 50 年代初期，Folke Skoog 在寻找促进烟草髓细胞分裂物质的过程中，偶然地使用了放置已久的鲑鱼精子 DNA，发现其中含有促进细胞分裂的物质，而新鲜的 DNA 则无此效果。1955 年 Miller 等首次从经过高压灭菌的鲑鱼精子中分离出一种活性物质，称为激动素 (Kinetin) 经过鉴定是 N^6 -咪喃甲基腺嘌呤。植物体内不含激动素，但具有许多类似的腺嘌呤衍生物，它们都能引起植物细胞分裂，故称为细胞分裂素 (CTK)。

到 1963 年 Letham 等首次从未成熟的玉米胚乳中分离出一种天然的细胞分裂素，即玉米素 (Zeatin)。目前已发现多种天然的细胞分裂素类物质，其中比较普遍的是玉米素、玉米素核苷、二氢玉米素、异戊烯基腺苷 (iPA) 等。在人工合成的细胞分裂素类物质中，除激动素外，比较常用的还有 6-苄基腺嘌呤 (简称 6-BA 或 BAP)。常见的细胞分裂素类物质的结构见图 1-3。

(一) 细胞分裂素的分布与运输

在高等植物中细胞分裂素主要分布在根尖分生组织、发育中的果实与种子以及萌发的种子等部位。它们主要在根系中合成，并通过木质部导管液流向上运输到植物的其他部位。根以外的其他部位是否有合成细胞分裂素的能力尚未定论。

(二) 细胞分裂素的合成与代谢

一般认为细胞分裂素来自腺苷或腺嘌呤。公认的前体是二甲基丙烯焦磷酸酯 (DMAPP)，它为细胞分裂素提供了五碳侧链。DMAPP 和 5'AMP (腺苷-5'-磷酸) 经过缩化、去磷酸化及羟基化等一系列反应，最终形成玉米素或玉米素核苷。

细胞分裂素可以相互转化，其变化途径可能是： N^6 -异戊烯基腺嘌呤-玉米素-二氢玉米素。细胞分裂素也可被氧化分解，例如，曾经在玉米籽粒中分离出细胞分裂素的氧化酶，催化 N^6 -异戊烯基腺苷及核糖玉米素的分解。

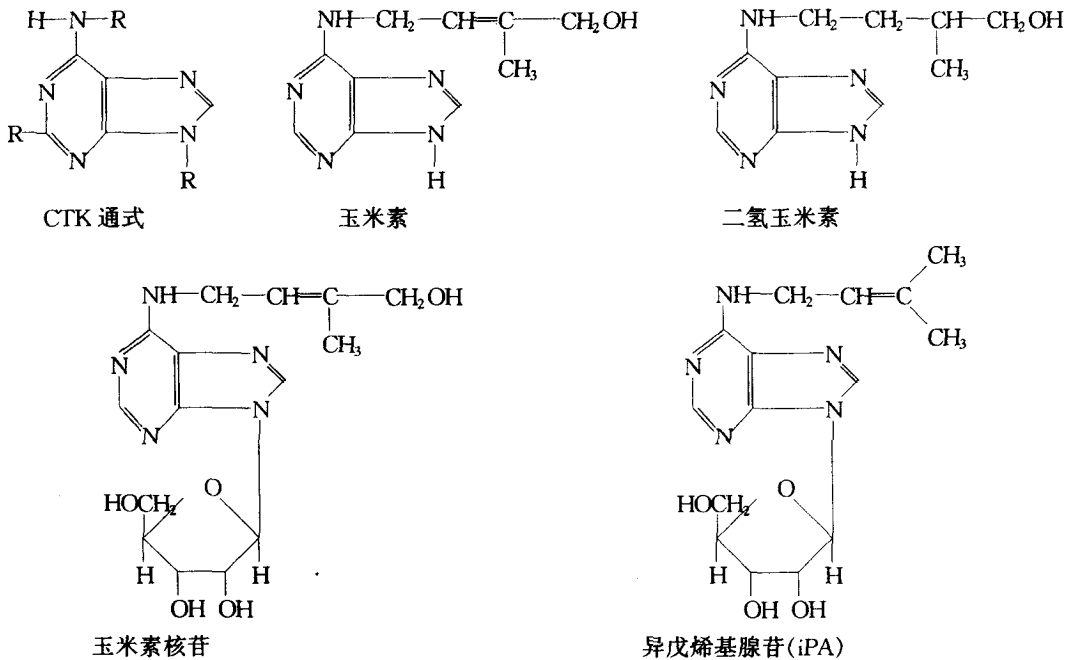


图 1-3 常见的细胞分裂素类的结构

(三) 细胞分裂素的生理效应

1. 促进细胞分裂与扩大

在生长素的存在下，细胞分裂素对愈伤组织的细胞分裂有明显的促进作用。实验证明，生长素促进核的有丝分裂而不影响细胞质分裂。细胞分裂素既可促进核的分裂，又可促进细胞质的分裂。如果缺少细胞分裂素，则仅有核分裂，从而形成多核细胞。此外，细胞分裂素还促进细胞扩大。由生长素引起的豌豆茎切段的伸长，若再加入细胞分裂素时，则细胞伸长受到抑制，却引起细胞体积横向膨大，茎节加粗。可见细胞分裂素是促进细胞横轴方向的扩大。用细胞分裂素涂抹过的萝卜子叶，其面积比对照显著增大。这一现象常用于细胞分裂素的生物鉴定。

2. 诱导芽的分化

愈伤组织的根或芽的分化受培养基中 IAA 和 CTK 的相对量所控制，CTK 有利于芽的分化。CTK 还能促使一些植物的根切段或叶片产生芽，也有促进侧芽萌发生长，打破顶端优势的作用。

3. 延缓叶片衰老

细胞分裂素能明显延迟离体叶片的变黄和衰老。例如把激动素涂抹在离体叶片的局部位置，可以看到处理部位维持绿色，标记的氨基酸和磷素等向处理部位积累。在叶片衰老过程中，常发生叶绿素、蛋白质和 RNA 的含量降低。若用激动素处理，上述物质含量的降低速度减慢。这说明激动素可以刺激这些物质的合成或抑制它们的降解。

4. 促进果树花芽分化

目前认为 CTK 能促进果树的花芽分化。例如，苹果盛花期时木质部汁液中 CTK 含量很高，夏季后 CTK 含量降到最低，枝条也停止生长。当木质部汁液中 CTK 含量低时只有顶部形成花芽，当木质部汁液中 CTK 含量高时枝条停止生长较早，顶芽和侧芽均可形成花芽。如果无 CTK 时则不能形成花芽。

此外 CTK 还具有促进气孔开放，解除某些需光种子（如莴苣、梨、糖槭等）的休眠，促进其萌发。

四、脱落酸

脱落酸是 20 世纪 60 年代由美国加利福尼亚大学戴维斯分校的 Addicott 等 (1964) 发现的。Addicott 及其同事从成熟的棉铃中分离出一种促进棉铃脱落的物质，定名为脱落素 II。几乎同时英国的 Wareing 等从槭树、桦树的叶片中分离出一种促进芽休眠的物质，命名为休眠素。后来证明脱落素 II 与休眠素具有相同的分子结构，为同一种物质。1967 年在第六届国际生长物质会议上统一命名为脱落酸 (Abscisic acid, ABA)。ABA 的侧链有顺式和反式 2 种几何异构体 (图 1-4)。

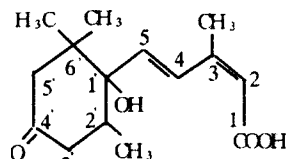


图 1-4 脱落酸的分子结构

(一) 脱落酸的分布

在植物界 ABA 的分布范围比较广泛，单子叶植物、双子叶植物以及蕨类、苔藓等都有 ABA 存在。在植物体内 ABA 可存在于各种器官，包括叶、芽、果实、种子、块茎等均有。在正常条件下组织中的 ABA 含量很低，但在成熟衰老组织或即将进入休眠状态的器官中 ABA 含量很高，尤其是在各种逆境，如干旱、低温、盐渍等条件下，内源 ABA 含量明显增加。

(二) 脱落酸的合成代谢

植物合成 ABA 的主要场所是根系和叶片。根合成 ABA 的部位是根冠，而叶片中的合成部位是叶绿体。ABA 是具有 15 个 C 原子的倍半萜，所以也是萜类途径的产物。ABA 合成的前体物质是甲瓦龙酸，可通过两条途径合成。一条是从甲瓦龙酸经法尼基焦磷酸形成 ABA，需要在短日照条件下进行；另一条是从甲瓦龙酸经紫黄质通过光氧化或生物氧化形成叶黄氧化素而合成 ABA。

在植物体内 ABA 可被氧化为红花菜豆酸和二氢红花菜豆酸，还可与葡萄糖结合成为结合态的 ABA。

(三) 脱落酸的生理效应

1. 促进器官脱落

研究棉铃脱落的原因导致了 ABA 的发现。已经证明，ABA 能诱导许多植物落叶、落果。不过除 ABA 以外，植物器官的脱落还涉及生长素和乙烯，以及三者之间的相互关系。

2. 诱导休眠

对于某些温带植物来说 ABA 是诱导休眠的内因。另外一个例子是，每天用 0.006 μ g ABA 处理从马铃薯块茎上切下的芽，就能使其保持休眠。

外源施用 ABA 能阻止或推迟许多植物种子的萌发，它的作用相当于延长种子的休眠期。许多植物的种子和果实因含 ABA 而抑制萌发。ABA 有时也能抵消 GA 或 CTK 对种子萌发的促进作用。

3. 抑制生长和加速衰老

ABA 抑制各种植物器官和组织的生长，包括叶、胚芽鞘、茎、下胚轴和根。当茎的生长受 ABA 抑制时，节间发育变短。与 ABA 抑制生长相关联的另一种生理作用是加速衰老。ABA 有促进离体叶片解体的作用，即使存在能推迟衰老的细胞分裂素，ABA 也能加速离体叶片的叶绿素分解。

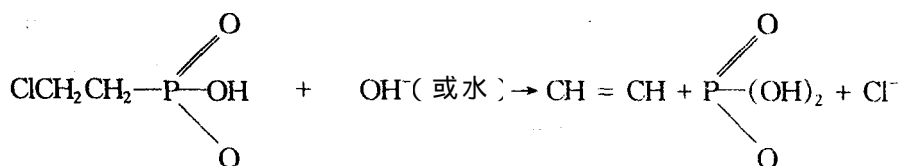
4. 调节气孔开闭

许多研究指出 ABA 对气孔运动有明显的调节作用。与 CTK 相反 ABA 能促使气孔关闭。例如在水分亏缺条件下叶片内迅速积累游离 ABA，并使气孔关闭。当外施 ABA 溶液于叶片也能导致气孔关闭降低蒸腾速率因此 ABA 是一种抗蒸腾剂。

五、乙烯

20 世纪初，人们已知道乙烯对植物代谢过程起调节作用，其中最引人注目的是它能促进果实的成熟。但由于缺乏精确的测定技术，关于乙烯对植物生命活动的调节作用未能深入了解。直到 20 世纪 60 年代，由于气相色谱技术的应用，才确定乙烯是植物体内正常代谢的产物，具备植物激素的一切特征。

因为乙烯在常温下是气体，不便于田间试验和生产中使用。大约在 1963 年开始使用一种能逐渐释放乙烯的 2-氯乙基磷酸商品名称乙烯利，它 pH 值 3 以下稳定 pH 值 4.1 以上就逐渐释放乙烯。



(一) 乙烯的生物合成

高等植物的所有部分包括叶、茎、根、花、果实、块茎以及幼苗等等都会产生乙烯，尤其是某些果实成熟过程中的呼吸跃变期，产生的乙烯更多。

应用同位素示踪的方法证明，乙烯的主要生物合成途径为：蛋氨酸 (MET) → S-腺苷蛋氨酸 (SAM) → 1-氨基-环丙烷-1-羧酸 (ACC) → 乙烯。

近年来的研究发现，乙烯的生物合成过程受着各种环境因素的影响和调节。由 SAM 转化为 ACC 是受 ACC 合成酶催化的。这一反应过程在植物正常生长情况下是被抑制的，是乙烯合成的限速步骤。而在植物成熟、超适量的生长素以及伤害、冷害、干旱和淹水等不良条件下则此过程被诱导加快促进 SAM 向 ACC 的转化。ACC 合成酶可被氨基乙氧基乙烯基甘氨酸 AVG 和氨基氧代乙酸 (AOA) 所抑制。所以，这些抑制剂常在生产中用于抑制乙烯的产生，从而减少果实脱落，延迟衰老。在有氧条件下 ACC 很快转化为乙烯，植物受伤或成熟时这种转化加快。而无氧条件下则抑制 ACC 转变为乙烯。

(二) 乙烯的生理效应

1. 引起叶片的柄上生长

植物在含有乙烯的环境中往往发生叶柄弯曲、叶片下垂现象这种异常的形态学现象称为“偏上生长”。它是由于叶柄上侧细胞的伸长生长大于下侧的细胞生长而引起的。这是植物接触乙烯所发生的特征性反应之一。

2. 引起“三重反应”

黄化豌豆幼苗的上胚轴对乙烯刺激具有“三重反应”即抑制伸长生长、径向增粗、横向地性生长。